



УДК 574.21

Ценоморфы как фитоиндикаторы биотопов

Н.Н. Назаренко

Челябинский государственный педагогический университет, Челябинск, Россия

Рассмотрена система ценоморф видов сосудистых растений А.Л. Бельгарда как индикаторов биотопов. Оценка индикативной ценности ценоморф выполнялась для 2 186 видов сосудистых растений флоры Украины с использованием экспертно-статистического подхода, в рамках которого экспертное определение ценоморф видов проверяется методами дискриминантного анализа по базе фитоиндикационных шкал видов. Использованы унифицированные фитоиндикационные шкалы по 12 экологическим факторам. Дискриминантный анализ показал высокую точность классификации: большая часть ценоморф достаточно точно определяется в шкалах. Наименее гомогенной была петрофильная ценоморфа. Доказана обоснованность выделения рудеральной ценоморфы как индикатора биотопов с повышенными величинами почвенного азота. Ведущими факторами классификации видов на ценоморфы являются (по убыванию значимости): минимальное почвенное увлажнение, затенение, бедность почвенного раствора солями, высокая порозность почвы и ее бедность карбонатами кальция и максимальные показатели радиационного баланса. Ординация ценоморф в пространстве квадрата расстояния Махаланобиса и первых трех дискриминантных функций определяет ряды биотопического и ценогенетического замещения: почвенного увлажнения, радиационного баланса и освещенности, солевого режима и почвенной аэрации. Указанные ряды соответствуют зональным факторам распределения биотопов, а также ведущим ординатам типологии лесов А.Л. Бельгарда: почвенному увлажнению (гигротоп), минерализованности почвенного раствора, освещенности. Определены интервалы оптимумов ценоморф в фитоиндикационных шкалах, характеризующие ценоморфы как фитоиндикаторы биотопов. Анализ апостериорных вероятностей отнесения видов к ценоморфам указывает на обоснованность выделения переходных ценоморф; число их небольшое при небольшом составе групп. Определенные переходные ценоморфы характерны для экотонов между зональными и интразональными экосистемами растительного покрова Украины.

Ключевые слова: эколого-ценогенетические группы; дискриминантный анализ; местообитание

Coenomorphs as phytometers of biotopes

N.N. Nazarenko

Chelyabinsk State Pedagogical University, Chelyabinsk, Russia

The article describes the A.L. Belgard system of vascular plant species coenomorphs as indicators of biotopes by using standardized Y.P. Didukh phytometer scales for 12 environmental factors. The classification and ordination of coenomorphs in the phytometer space was performed by using algorithms of discriminant analysis. The analysis is based on 2,186 species of the vascular plant flora of Ukraine. The classification accuracy was around 80% and above, the least homogenous was the petrophyte coenomorph. The validity of identification of ruderal coenomorphs was proved as an indicator of biotopes with increased content of soil nitrogen. Analysis of the *a posteriori* probability of species attribution to a coenomorph supports the validity of distinguishing transitional coenomorphs. Their number is small and each group contains a small number of species. The principal factors of classifying species by coenomorph are (in descending order of significance): minimum soil moisture, minimum light (shade), impoverishment of salts in the soil solution, high porosity of soil and impoverishment of carbonates of calcium in the soil and maximum values for radiation balance. The analysis of the distribution of coenomorphs in the space of the square of Mahalanobis distances and the ordination in the discriminant functions axis has determined the ranking of coenomorph of biotope and coenotic substitution: soil moisture (first discriminant function), radiation balance and shade (second discriminant function), salt regime and soil aeration (third discriminant function). For the vegetation of Ukraine this ordination of coenomorphs corresponds to the zonal factors of the distribution of biotopes and their limiting factors and the factors determining A.L. Belgard's typology of natural and artificial forests: soil moisture, salinity of the soil solution, light conditions. The coenomorph optima for the principal factors have been defined in phytometer scales. This allows coenomorphs to be used as biotope phytometers and provides a

Челябинский государственный педагогический университет, пр. Ленина, 69, г. Челябинск, 454080, Россия
Chelyabinsk State Pedagogical University, Lenin Ave., 69, Chelyabinsk, 454080, Russia
Tel.: +7-351-21-05-416. E-mail: nnazarenko@hotmail.com

preliminary assessment of those species whose place in the scales has not yet been determined. Analysis of posterior probabilities enabled us to determine the transitional coenomorphs, which are typical for ecotones between zonal and intrazonal vegetational ecosystems of Ukraine.

Keywords: ecological-coenotical groups; discriminant analysis; habitats

Введение

Классификация эколого-ценотических групп видов (ЭЦГ), с которой далеко не всегда знакомы зарубежные специалисты, связана, прежде всего, с теорией видов-эдификаторов, разработанной советской (российской) геоботанической школой (Smirnova, 2004). При этом региональные особенности биотопов требовали выделения региональных эдификаторов и, соответственно, экологически близких им видов, в связи с чем существуют различные подходы к выделению ЭЦГ. Так, для Степи Украины А.Л. Бельгардом детально разработана система экоморф (Belgard, 1950), которая рассматривается как система адаптаций видов к биоценозу (биотопу) в целом, либо к определенным его структурным элементам (трофотопу, гигротопу, климатопу и т. д.). В системе экоморф непосредственно ЭЦГ являются ценоморфы, которые А.Л. Бельгардом понимаются как приспособления видов к фитоценозу в целом. Данный подход значительно расширяет теорию «ядро – сателлиты» в рамках парадигмы иерархического континуума (Collins and Glenn, 1990; Collins et al., 1993; Martinez et al., 2015), указывая на возможность выделения таких групп «ядерных» видов и их «сателлитов», которые могут быть идентификаторами местообитаний и сообществ различного иерархического уровня на разных этапах сукцессий. Группы выделенных видов-индикаторов и их функциональные группы могут использоваться при оценке биотопов в целом (Brygadyrenko, 2003; Marinšek et al., 2015; Solomakha, 2015; Vorobyov et al., 2015) и по отношению к отдельным экологическим факторам, например, почвенному увлажнению (Kleshcheva, 2010).

С другой стороны, достаточно широкое распространение при анализе биотопов получил метод фитоиндикационных шкал. При этом разными авторами используются разные экологические шкалы: Раменского (Avetov et al., 2014), Цыганова (Kleshcheva, 2007), Элленберга (Šamonil and Vrška, 2007, 2008; Cachovanová et al., 2012; Marinšek et al., 2015), а также их комплекс (Shirokikh and Martynenko, 2009). Использование фитоиндикационных шкал позволяет оценивать биотопы в их ретроспективе с точки зрения динамики отдельных факторов (Brygadyrenko, 2006, 2014; Pripulina et al., 2015), а также пространственное распределение биотопов по комплексу экологических факторов (Faly and Brygadyrenko, 2014; Fischer et al., 2014), группам факторов (Mellert and Ewald, 2014) и по отдельным экологическим факторам (например, по реакции почвенного раствора, Häring et al. (2014)).

Поскольку фитоценоз формируется в определенном биотопе как результат адаптации к комплексу экологических факторов, ценоморфы должны отражать также и приспособления к факторам среды, определяющим этот ценоз, в том числе и к лимитирующим факторам. Таким образом, система ценоморф А.Л. Бельгарда должна представлять собой также и систему фитоиндикаторов биотопов, и возможен комплексный анализ ценоморф в про-

странстве фитоиндикационных шкал с целью определения индикаторных свойств определенных групп видов.

Вышеуказанный подход применялся для эколого-ценотических групп видов хвойных лесов Сибири (Kleshcheva, 2007) и степи Поволжья (Matveev, 2012). Нами проверены эти положения на примере естественных лиственных лесов северной Степи Украины (Nazarenko and Stadnik, 2011; Nazarenko and Didur, 2012; Nazarenko, 2013). Была доказана возможность использования ценоморф в качестве индикаторов биотопов естественных лиственных лесов северной Степи Украины. Задачей данной работы является определение расширенной системы фитоиндикации биотопов ценоморфами А.Л. Бельгарда для сосудистых растений флоры Украины.

Материал и методы исследований

Как правило, отнесение вида к той или иной ценоморфе определяется экспертно на основе анализа их встречаемости в различных типах фитоценозов. Помимо этого, система ценоморф предполагает возможность выделения переходных групп (если вид встречается в растительных сообществах нескольких типов или в сообществах краевого (маргинального) типов – различных экотонах). За основу принята рабочая система ценоморф, предложенная в сводке флоры Днепропетровской и Запорожской областей (Tarasov, 2012). Следует отметить, что сама сводка с учетом различных вариантов переходных групп содержит свыше 50 ценоморф, а ее расширение для флоры Украины приводит к выделению еще большего числа групп (до сотни), что значительно усложняет анализ. Выделение переходных групп ценоморф не всегда целесообразно, поскольку даже на уровне ценофлоры не снимает проблему варибельности и нечеткости определения групп (Nazarenko and Didur, 2012). Следовательно, корректно систему анализируемых ценоморф свести к базовым группам: Aq – акванты, виды водных ценозов, Chs – хасмофиты, виды щебнистых осыпей, Cr – кретофиты, виды меловых обнажений, Ds – дезертанты, полупустынные и пустынные виды, Hal – галофиты, виды засоленных биотопов, Ptr – петрофиты, виды скальных обнажений, Lit – литоранты, виды морских побережий, Mont – монтанные, виды горных местообитаний, Pal – палюданты, виды прибрежно-водных и болотных местообитаний, Pr – пратанты, луговые виды, Ps – псаммофиты, виды песчаных ценозов, Sil – сильванты, лесные виды, St – степанты, степные виды. Хотя выделение сорных (рудеральных) видов в отдельную эколого-ценотическую группу (Ru) не всегдалагается целесообразным (Smirnova, 2004), мы ее также рассматривали в качестве отдельной ценоморфы и дополнительно выделяли группы адвентивных видов и видов культурных, но дичающих и уходящих в естественные растительные сообщества.

В качестве базовых в работе приняты унифицированные шкалы (Didukh, 2011). Фактически эти шкалы соответствуют шкалам Цыганова (Tsyganov, 1983), ко-

торые взяты как базовые для режимов термо- (Tm) и криоклимата (Cr), почвенного увлажнения (Hd), солевого (Tr, Sl), азотного (Nt) режимов и переменности увлажнения (fH). В целом шкалам Цыганова (с небольшой детализацией) соответствуют балльные оценки кислотного режима (Rc), континентальности (Kn) и омброрежима (Om). Шкала освещенности (Lc) также является шкалой освещенности Цыганова, но с обратным порядком отсчета (от теневых местообитаний к освещенным). Шкала аэрации (Ae) соответствует одноименной шкале Л.Г. Раменского с небольшой детализацией. Отдельно автором (Didukh, 2011) разработана оригинальная шкала режима кальция (Ca).

Поскольку выделенные ценоморфы можно рассматривать как классы, а их показатели в шкалах – как независимые переменные, для их сопоставления возможно использование алгоритмов дискриминантного анализа (McLachlan, 2004; Hardle and Simar, 2007). За основу взят алгоритм экспертно-статистической оценки эколого-ценотических групп видов лесной зоны Европейской России (Smirnov et al., 2006). Виды сосудистых растений сводились в единую базу фитоиндикационных шкал с указанием минимального и максимального балльного значения и расчета «среднего балла» для каждого вида. В базе для каждого вида выполнено экспертное определение ценоморф, как классов в дискриминантном анализе. Поскольку принятые шкалы являются интервальными, для анализа использованы минимальное, максимальное и среднее значение для вида в каждой из шкал. В работе использованы алгоритмы General Discriminant Analysis (GDA) статистического пакета Statistica 10. Процедура классификации – итерационная. Всего в анализе использовано 2 186 видов сосудистых растений, для которых возможно однозначное определение ценоморф и положения видов во всех шкалах. Ординация ценоморф выполнена методом максимального корреляционного пути (Terentiev, 1959) по матрице квадрата расстояния Махаланобиса и по первым трем дискриминантным функциям. Данная классификация является предварительной.

Результаты и их обсуждение

В результате классификации в заданном пространстве экологических шкал правильно классифицированными оказались 83% видов, что является достаточно высоким показателем для классификации такого уровня. При этом большая часть групп показала точность классификации порядка 80% и выше. Наименее гомогенной оказалась петрофильная группа (Ptr). Группа адвентивных и культурных видов полностью исчезла в связи с переходом видов в другие ценоморфы. При этом рудеральная группа осталась, и в нее перешли многие адвентивные и натурализовавшиеся культурные виды, что свидетельствует об обоснованности выделения ценоморфы рудерантов. Число правильно классифицированных таксонов составило 79 видов сосудистых растений, а с учетом переходов из других групп численность рудерантов составила 112 видов. Таким образом, выделение ценоморф А.Л. Бельгарда и их ценность как индикаторов биотопов на основе фитоиндикационных шкал подтверждается статистически.

Ведущими факторами дискриминации видов на ценоморфы являются (по убыванию значимости): режим почвенного увлажнения – освещенность – солевой режим (трофность) – режим почвенной аэрации – режим термоклимата – режим кальция. Следует отметить, что для использованных диапозонных шкал значимыми оказались прежде всего минимальные показатели перечисленных экологических факторов в шкалах, за исключением режима термоклимата, где наиболее значимым определяется максимальное балльное значение в шкале. Таким образом, определяющими для изученных ценоморф являются величины минимального почвенного увлажнения, минимальная освещенность (затенение), бедность почвенного раствора солями, высокая порозность почвы и бедность почвы карбонатами кальция, а также максимальные показатели радиационного баланса.

Анализ переходов видов из одной ценоморфы в другую показал, что для степных ценоморф чаще всего наблюдается переход в рудеральную группу и гораздо реже – в петрофильную, псаммофильную и луговую. Для рудерантов – обратная ситуация: чаще всего наблюдаются переходы в степную ценоморфу. Такая же ситуация характерна и для петрофитной, псаммофильной и галофитной ценоморф: переходы преимущественно в степную ценоморфу. Для лесной ценоморфы большинство переходов наблюдается в луговую группу, а для луговой – преимущественно в степную и, реже, болотную. Для остальных ценоморф переходы небольшие и преимущественная группа не выделяется.

Анализ апостериорной вероятности отнесения видов к ценоморфам показал, что группы аквантов, дезертантов, хасмофитов и монтаных видов являются наиболее устойчивыми: наблюдается полное отсутствие видов, которые можно отнести к нескольким ценоморфам. Для кретофитов четко выделяются три степных кретофита (StCr) и один кретофит монтанный. Для галофитов выделяются три степных галофита (StHal) и один галофит литоральный. Для болотной ценоморфы характерны пять лугово-болотных (PrPal) и пять лесо-болотных (SilPal) видов, а также два вида, переходных между лесной, луговой и болотной ценоморфами (SilPrPal). Луговая ценоморфа оказалась наиболее вариабельной – выделяются 54 лугово-степных (StPr), 17 лугово-болотных (PalPr), 15 сорно-луговых (RuPr), 7 псаммофильно-луговых (PsPr), 5 луговых галофитов (HalPr) и 2 лесолуговых (SilPr) вида. Для псаммофильной ценоморфы определяются следующие переходные группы: 8 лугово-псаммофильных (PsPr) видов, 30 степных псаммофитов (StPs), 2 рудеральных псаммофита (RuPs) и по одному виду галофильных (HalPs) и петрофильных (PtrPs) псаммофитов. Петрофильная ценоморфа также является сильно гетерогенной, для нее выделяются следующие переходные группы: 40 видов степных петрофитов (StPtr), 8 псаммофитных петрофитов (PsPtr), 6 петрофитов меловых (CrPtr) и два вида монтаных петрофитов. Для переходных рудерантов выделяются 14 луговых (PrRu), 16 степных (StRu) и один псаммофитный (PsRu). При этом следует отметить, что для переходных видов рудеральной ценоморфы апостериорные вероятности отнесения к степным и луговым сорным растениям очень близки, так что выделенные 30 переходных видов могут характеризоваться как степные и луговые руде-

ранты в широком смысле. Для лесной ценоморфы характерно выделение преимущественно лугово-лесной (PrSil) переходной группы – 19 видов, по два вида степо-лесных (StSil) и сорно-лесных (RuSil) и по одному виду псаммофитно-лесному (PsSil) и петрофитно-лесному (PtrSil). Для степной ценоморфы характерны следующие переходные группы: 31 лугово-степной вид (PrSt), 26 петрофитно-степных (PtrSt), 15 сорно-степных (RuSt), 12 псаммофитно-степных (PsSt), по 5 видов степных галофитов (HalSt) и кретофитов (CrSt), и один литорально-степной (LitSt) вид. Таким образом, определенные в результате классификации по апостериорным вероятностям переходные ценоморфы соответствуют характеру растительности Украины и связаны преимущественно с существующими экотонами между зональными и интра-зональными экосистемами. Число таких групп может

определяться как сравнительно невысокое, при небольшом (относительно базовых ценоморф) видовом составе самих переходных групп. Выделение переходных ценоморф целесообразно исключительно для региональных исследований, когда наблюдается «уход» видов в наиболее близкие биотопы в результате географического или экологического несоответствия факторам среды.

Ординация ценоморф в пространстве квадрата расстояния Махаланобиса (рис. 1) позволяет идентифицировать два ценоморфических центра: 1) петрофитно-степной с примыкающей группой псаммофитов, характерный для засушливых экосистем; 2) лугово-рудеральный, характерный для условий лучшего увлажнения и почвенной аэрации. Оба центра расположены достаточно близко друг к другу в факторном пространстве и образуют единый ценофитический комплекс.

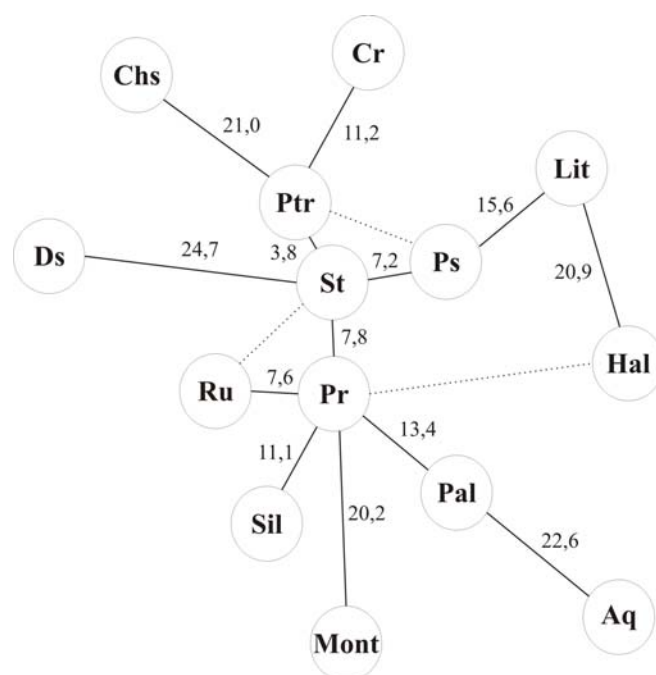


Рис. 1. Распределение ценоморф в факторном пространстве по матрице квадрата Махаланобиса: цифрами показаны наименьшие значения квадрата Махаланобиса

С другой стороны, характер распределения ценоморф свидетельствует о существовании нескольких рядов биотопического и ценофитического замещения, связанных с изменением почвенного увлажнения (от аквантов – палюдантов – пратантов к степантам и дезертантам), солевого режима и почвенной аэрации (от хасмофитов и петрофитов через степанты и псаммофиты к литоральным и галофильным ценоморфам и от сальвантов через пратанты и степанты к петрофитам с одной стороны, а также псаммофитам – литоральным и галофильным ценоморфам с другой). Также выделенные ряды с одной стороны являются рядами биотопического замещения терморегима (радиационного баланса) и освещенности. Таким образом, характер распределения ценоморф в факторном пространстве экологических шкал соответствует зональным факторам распределения биотопов и их лимитирующим факторам.

Существование рядов биотопического замещения подтверждается характером распределения ценоморф в первых трех дискриминантных осях (рис. 2). Однознач-

но идентифицируется ряд почвенного увлажнения от аквальных ценоморф до дезертантов, преимущественно определяющий первую дискриминантную функцию. Также достаточно четко идентифицируется ряд освещенности от сальвантов и хасмофитов к литорантам и галофитам, преимущественно определяющий вторую дискриминантную функцию. Наконец, третья дискриминантная функция, идентифицирующая третий ряд биотопического замещения, определяется комплексом эдафических факторов, среди которых ведущим является солевой режим. Следует отметить, что две ценоморфы (акванты и палюданты) «выпадают» из второго и третьего ряда (освещенности и эдафического), образуя особую группу водных и водно-наземных ценозов.

Таким образом, система ценоморф А.Л. Бельгарда соответствует существующим рядам биотопического замещения, характерным для растительного покрова Украины. Следует отметить то, что ряды ценоморф соответствуют факторам, определяющим типологию естественных и искусственных лесов А.Л. Бельгарда

(Belgard, 1971; Matveev, 2012): режим почвенного увлажнения – гигротоп, солевой режим – минерализованность почвенного раствора, освещенность. Рассчитанные оптимумы ценоморф в фитоиндикационных шкалах (табл.) позволяют охарактеризовать ценоморфы как фи-

тоиндикаторы биотопов. Перекрытие между групповыми значениями определяет фитоиндикационные показатели переходных ценоморф. В целом, выделенные ценоморфы являются фитоиндикаторами следующих экологических характеристик биотопов.

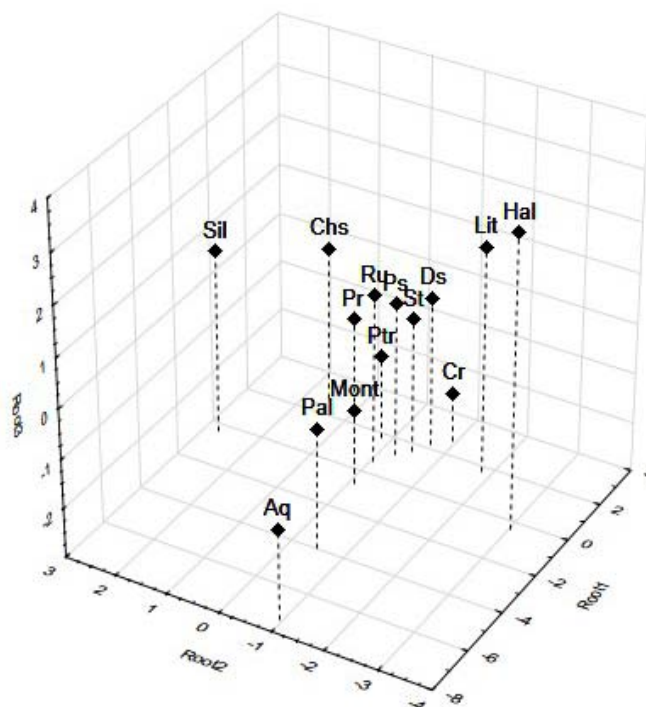


Рис. 2. Распределение ценоморф в факторном пространстве первых трех дискриминантных функций: Root1, Root2 и Root3 – оси дискриминантных функций

Таблица

Положение ценоморф в фитоиндикационных шкалах

Фактор	Ценоморфы													
	St	Ru	Hal	Ptr	Ps	Sil	Lit	Pr	Mont	Pal	Aq	Cr	Chs	Ds
Почвенное увлажнение	5	6	7	5	5	8	5	8	9	12	18	5	4	3
	12	14	16	11	13	15	12	16	16	19	22	10	9	8
Переменность увлажнения почвы	5	4	7	4	6	3	8	5	3	4	2	3	3	7
	9	9	10	7	10	7	11	9	7	8	6	7	6	10
Кислотность почвы	7	6	9	7	5	5	8	6	4	5	6	8	4	9
	11	10	13	11	10	10	13	10	8	9	11	12	10	11
Солевой режим почвы	6	5	11	5	4	4	8	5	3	4	6	7	5	8
	12	11	17	10	10	9	15	11	7	10	11	11	10	12
Содержание в почве кальция	7	4	5	7	3	5	3	5	4	3	4	10	4	8
	11	9	9	11	8	9	8	9	8	7	8	13	8	13
Азотный режим почвы	2	5	3	2	2	4	2	4	2	4	4	1	3	1
	7	9	8	6	6	8	5	8	6	8	9	5	7	7
Почвенная аэрация	4	4	5	4	4	5	3	5	5	8	12	4	3	5
	7	8	9	7	7	9	7	9	8	12	14	6	6	8
Терморезим	7	6	7	8	7	6	9	5	4	5	5	7	8	11
	12	14	12	12	12	12	12	12	7	12	13	9	13	14
Омброрезим	8	5	6	8	8	9	8	8	14	9	6	11	3	4
	13	16	13	13	14	15	13	16	18	16	16	14	15	11
Континентальность	7	3	7	6	6	4	6	4	4	3	4	8	5	6
	14	14	14	12	13	13	10	14	9	14	14	11	13	17
Криорезим	7	6	6	8	7	6	9	5	6	4	5	7	9	10
	11	13	11	11	11	11	12	12	9	12	13	9	12	13
Освещенность	7	7	8	7	7	4	8	6	6	6	6	7	6	7
	9	9	9	9	9	7	9	9	9	9	8	9	8	9

Примечание: в таблице по каждому фактору в верхней строке и нижней, соответственно, минимальное и максимальное значение оптимума ценоморф.

Дезертанты (Ds) – наименьшие значения оптимума режима почвенного увлажнения (эуксерофиты – стено-топные ксерофиты) и атмосферного увлажнения – ом-брорежима (стено-топные семиаридофиты); наибольшие величины оптимума термо- (стено-топные макротермы) и криорежима (стено-топные акриофиты), режима континентальности (эвритропные континенталы) и режима кальция (эвритропные карбонатофилы). Группа характеризуется крайне узким оптимумом режима кислотности (стено-топные нейтрофилы), солевого режима (стено-топные эвтрофы) и переменности увлажнения (стено-топные гидроконтрастофилы).

Хасмофиты (Chs) – наименьшие значения оптимума режима атмосферного увлажнения – омброрежима при самой большой его амплитуде (эвритропные мезоаридофиты) и оптимума почвенной аэрации (стено-топные субаэрофилы).

Кретофиты (Cr) – наименьшие величины оптимума азотного режима (стено-топные субанитрофилы) и криорежима при крайне узкой его амплитуде (стено-топные субкриофиты); наибольшие величины режима кальция при крайне узкой его амплитуде (стено-топные гиперкарбонатофилы). Группа характеризуется узким оптимумом солевого режима (стено-топные эвтрофы), континентальности (стено-топные гемиконтиненталы), термо- (стено-топные субмикротермы) и омброрежима (стено-топные субаридофиты).

Литоранты (Lit) – наименьшие величины оптимума почвенной аэрации (стено-топные субаэрофилы), режима кальция (стено-топные гемикарбонатофобы) и азотного режима при узкой его амплитуде (стено-топные субанитрофилы); наибольшие величины оптимума переменности увлажнения (стено-топные гидроконтрастофилы) и освещенности при крайне узкой его амплитуде (облигатные гелиофиты). Виды данной ценоморфы характеризуются самой большой амплитудой колебания оптимума солевого режима (эвритропные субгликотрофы).

Псаммофиты (Ps) – наименьшие величины режима кальция (стено-топные гемикарбонатофобы).

Рудеранты (Ru) – максимальные величины оптимума азотного режима (эвтрофные нитрофилы). Таким образом, рудеральные виды являются фитоиндикаторами повышенного содержания почвенного азота.

Галофиты (Hal) характеризуются наибольшими величинами оптимума освещенности при крайне узкой его амплитуде (облигатные гелиофиты), кислотного (стено-топные базифилы) и солевого (гликотрофы – галотрофы) режимов. Для ценоморфы характерен узкий оптимум режима переменности увлажнения (стено-топные гидроконтрастофилы) и наиболее широкий среди всех групп оптимум режима почвенного увлажнения (эвритропные мезофиты и гигромезофиты).

Сильванты (Sil) характеризуются наименьшими величинами оптимума освещенности (гелиосциофиты) при самой широкой его амплитуде.

Монтанные виды (Mont) характеризуются наименьшими величинами оптимума режимов криоклимата (стено-топные субкриофиты), континентальности (стено-топные гемикокеанисты), терморегима при узкой его амплитуде (стено-топные микротермы), кислотности почв (стено-топные ацидофилы) и солевого режима при узкой его амплитуде (стено-топные мезотрофы).

Палюданты (Pal) характеризуются минимальными значениями оптимума режима кальция (стено-топные гемикарбонатофобы) и широкой амплитудой оптимума режима континентальности (эвритропные гемиконтиненталы).

Акванты (Aq) характеризуются максимальными оптимумами режима увлажнения (стено-топные гидрофиты) и аэрации субстрата (стено-топные мегааэрофобы) при минимальных значениях режима переменности почвенного увлажнения (стено-топные гидроконтрастофобы). Для ценоморфы характерна значительная амплитуда оптимума режимов крио- (эвритропные гемикриофиты) и термоклимата (эвритропные субмезотермы).

Определенные центриды ценоморф в фитоиндикационных шкалах позволяют давать предварительную оценку видам, для которых положение в шкалах еще не определено, на основании их встречаемости в тех или иных фитоценозах и биотопах, в частности, видам с узким или дизъюнктивным ареалом или эндемикам.

Выводы

Оценка ценоморф А.Л. Бельгарда в пространстве фитоиндикационных шкал позволила выделить оптимумы групп по 12 эдафическим и климатическим факторам. Определение ценоморф и их ценность как индикаторов биотопов на основе фитоиндикационных шкал подтверждается статистически.

Статистическими методами доказана обоснованность выделения рудеральной ценоморфы, прежде всего как фитоиндикатора биотопов с повышенными величинами почвенного азота.

Доказана обоснованность выделения переходных ценоморф, связанных с существующими экотонами между зональными и интразональными экосистемами. Число таких групп небольшое, при небольшом видовом составе самих переходных групп. Выделение переходных ценоморф целесообразно для анализа региональной флоры и требует дополнительных исследований в каждой природной зоне.

Характер распределения ценоморф в биотопах определяется величинами минимального почвенного увлажнения, минимальной освещенностью (затенение), бедностью почвенного раствора солями, высокой порозностью почвы и бедности ее карбонатами кальция, а также максимальными показателями радиационного баланса. Характер зонального и интразонального распределения этих факторов определяет биотопические ряды замещения ценоморф.

Система ценоморф А.Л. Бельгарда соответствует существующим рядам биотопического замещения, характерным для растительного покрова Украины. Биотопические ряды ценоморф соответствуют факторам, определяющим типологию естественных и искусственных лесов А.Л. Бельгарда.

Библиографические ссылки

Avetov, N.A., Sopova, E.O., Golovleva, Y.A., Kiryushin, A.V., Krasilnikov, P.V., 2014. Diagnostics of hydromorphism in soils of autonomous positions on the Severo-Sos'vinsk Upland (Western Siberia). Eurasian Soil Sci. 47(11), 1077–1085.

- Belgard, A.L., 1950. Lesnaja rastitel'nost' jugo-vostoka USSR [Forest vegetation of the South-East of the USSR]. Kiev State University, Kiev (in Russian).
- Belgard, A.L., 1971. Stepnoe lesovedenie [Steppe forest science]. Lesnaya Promyshlennost', Moscow (in Russian).
- Brygadyrenko, V.V., 2003. Ispol'zovanie topologicheskikh spektrov v zoologicheskoy diagnostike pochv na primere semejstva zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) [Using topological spectrums in zoological diagnostics of soils with the family Carabidae (Coleoptera) as an example]. Ecology and Nomenclology 13(1), 119–130 (in Russian).
- Brygadyrenko, V.V., 2006. Vozmozhnosti ispol'zovaniya napochvennykh bespozvonochnykh dlya indikacii gradaciy uvlazhneniya edafotopa v lesnykh ekosistemah [The possibility to use soil invertebrates to indicate soil moisture gradations in the forest ecosystems]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ecol. 14(1), 21–26 (in Russian).
- Brygadyrenko, V.V., 2014. Influence of soil moisture on litter invertebrate community structure of pine forests of the steppe zone of Ukraine. Folia Oecol. 41(1), 8–16.
- Cachovanová, L., Hájek, M., Fajmonová, Z., Marrs, R., 2012. Species richness, community specialization and soil-vegetation relationships of managed grasslands in a geologically heterogeneous landscape. Folia Geobotanica 47(4), 349–371.
- Collins, S.L., Glenn, S.M., 1990. A hierarchical analysis of species' abundance patterns in grassland vegetation. Am. Nat. 135(5), 633–648.
- Collins, S.L., Glenn, S.M., Roberts, D.W., 1993. The hierarchical continuum concept. J. Veg. Sci. 4(2), 149–156.
- Didukh, Y.P., 2011. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Phytosociocentre, Kyiv.
- Faly, L.I., Brygadyrenko, V.V., 2014. Patterns in the horizontal structure of litter invertebrate communities in windbreak plantations in the steppe zone of the Ukraine. J. Plant Prot. Res. 54(4), 414–420.
- Fischer, H.S., Michler, B., Ewald, J., 2014. Environmental, spatial and structural components in the composition of mountain forest in the Bavarian Alps. Folia Geobotanica 49(3), 361–384.
- Hardle, W., Simar, L., 2007. Applied multivariate statistical analysis. Springer, Berlin-Heidelberg.
- Häring, T., Reger, B., Ewald, J., Hothorn, T., Schröder, B., 2014. Regionalizing indicator values for soil reaction in the Bavarian Alps – from averages to multivariate spectra. Folia Geobotanica 49(3), 385–405.
- Kleshcheva, E.A., 2007. The use of ecological scales for indication of the current state of forest communities. Russ. J. Ecol. 38(2), 94–100.
- Kleshcheva, E.A., 2010. Indicator properties of Southern Siberian plants with respect to soil moisture. Russ. J. Ecol. 41(6), 480–485.
- Marinšek, A., Čarni, A., Šilc, U., Manthey, M., 2015. What makes a plant species specialist in mixed broad-leaved deciduous forests? Plant Ecology 216(10), 1469–1479.
- Martinez, K.A., Gibson, D.J., Middleton, B.A., 2015. Core-satellite species hypothesis and native versus exotic species in secondary succession. Plant Ecology 216(3), 419–427.
- Matveev, N.M., 2012. Methodology of using the floristic structure of afforestation for characterization of biotopes in the steppe zone. Biology Bulletin 39(10), 794–799.
- McLachlan, G.J., 2004. Discriminant analysis and statistical pattern recognition. Wiley-Interscience, Hoboken.
- Mellert, K.H., Ewald, J., 2014. Regionalizing nutrient values of vegetation to assess site fertility of mountain forests in the Bavarian Alps. Folia Geobotanica 49(3), 407–423.
- Nazarenko, N.N., 2013. Jekologo-cenoticheskie gruppy ili jekomorfy A.L. Belgarda – sravnitel'nyj analiz na primere listvennykh lesov severnoj stepi Ukrainy [Ecological-coenotical groups or A.L. Belgard's ecomorphs – comparative analysis by the example of northern Steppe of Ukraine deciduous forests]. Tambov University Review. Ser. Natural and Technical Sciences 18, 3203–3207 (in Russian).
- Nazarenko, N.N., Didur, O.A., 2012. Cenomorfy estestvennykh listvennykh lesov severnoj stepi Ukrainy [Coenomorphs of natural deciduous forests in northern Steppe of Ukraine]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ecol. 20(1), 66–77 (in Russian).
- Nazarenko, N.N., Stadnik, A.P., 2011. Lystjani lisy pivnichno-stepovogo Prydniprova (ekologija, typologija fitoriznomanitja) [Broadleaf forests of northern-steppe region of Dnieper river basin (ecology, typology, plant diversity)]. FOP Maydachenko, Korsun-Shevchenkivskiy (in Ukrainian).
- Priputina, I.V., Zubkova, E.V., Komarov, A.S., 2015. Retrospective assessment of the dynamics of nitrogen availability in pine forests of the near-Moscow region based on the data of phytoindication. Contemp. Probl. Ecol. 8(7), 916–924.
- Šamonil, P., Vrška, T., 2007. Trends and cyclical changes in natural fir-beech forests at the north-western edge of the Carpathians. Folia Geobotanica 42(4), 337–361.
- Šamonil, P., Vrška, T., 2008. Long-term vegetation dynamics in the Šumava Mts. natural spruce-fir-beech forests. Plant Ecology 196(2), 197–214.
- Shirokikh, P.S., Martynenko, V.B., 2009. Comparison of different ecological scales with respect to efficiency in assessing ecological conditions in forests of the Southern Ural region. Russ. J. Ecol. 40(7), 457–465.
- Smirnov, V.E., Khanina, L.G., Bobrovskiy, M.V., 2006. Obosnovanie sistemy jekologo-cenoticheskih grupp vidov rastenij lesnoj zony Evropejskoj Rossii na osnove jekologicheskikh shkal, geobotanicheskikh opisaniy i statisticheskogo analiza [Validation of the ecological-coenotical groups of vascular plant species for European Russian forests on the basis of ecological indicator values, vegetation description and statistical analysis]. Bull. Mosc. Soc. Natur. Biol. Ser. 111(2), 36–47 (in Russian).
- Smirnova, O.V. (ed.), 2004. Vostochnoevropejskie lesa: Istorija v golocene i sovremennost' [Eastern European forests: History in Holocene and contemporaneity]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Solomakha, I.V., 2015. Sozologichna charakterystyka lisovoi' ta chagarnykovoii roslinnosti Pivnichnogo Prychornomor'ja [Sozological characteristic of vegetation of forests and shrubs of the Northern Black Sea region]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University 5(3), 130–139 (in Ukrainian).
- Tarasov, V.V., 2012. Flora Dnipropetrovs'koyi i Zaporiz'koyi oblastej [Flora of Dnepropetrovsk and Zaporozhye regions]. Lira, Dnepropetrovsk (in Ukrainian).
- Terentiev, P.V., 1959. Metod korrelyacionnykh plejad [Method of correlation constellations]. Vestnik of Leningrad State University 9, 137–141 (in Russian).
- Tsyganov, D.N., 1983. Fitoindikacija jekologicheskikh faktorov v podzone hvojno-shirokolistvennykh lesov [Phytoindication of ecological factors in the subzone of coniferous-deciduous forests]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Vorobyov, E.O., Olijnyk, M.P., Solomakha, I.V., 2015. Syntaksonomija uhrupovan' dribnolystjanykh lisiv na zarostajučykh perelohach [Syntaxonomy of small leaf forests groups on the overgrowing fallows]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University 5(2), 54–63 (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 28.01.2016